

竹类植物叶片上八种蚜虫的形态变异分析

方 燕^{1,2}, 乔格侠^{1,*}, 张广学¹

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 选取寄生于竹类植物叶片上的 3 科 6 属共 8 种蚜虫, 即居竹舞蚜 *Astegopteryx bambusifoliae* Takahashi、小舞蚜 *Astegopteryx minuta* (van der Goot)、居竹坚蚜 *Cerataphis bambusifoliae* Takahashi、林栖粉角蚜 *Ceratovacuna silvestrii* (Takahashi)、塔毛角蚜 *Chaitoregma tattakana* (Takahashi)、竹色蚜 *Melanaphis bambusae* (Fullaway)、竹纵斑蚜 *Takecallis arundinariae* (Essig) 和竹梢凸唇斑蚜 *Takecallis taiwanus* (Takahashi), 在光学显微镜下观察并测量了 34 个形态特征, 统计比较了 28 个形态特征在种内的变异。通过主成分分析筛选形态特征, 每两两特征对应统计作图, 标出每种蚜虫的 95% 椭圆置信区间进行分析。结果表明, 体形、腹管和触角的形态在不同的科间有较大差别, 喙末端、跗节 I、跗节 II 及爪的形态在科间有较高的趋同性, 在种内各形态特征存在一定变异, 其中喙末端 (CV = 3.73% ~ 7.59%)、跗节 I (CV = 4.16% ~ 12.05%)、跗节 II (CV = 3.10% ~ 8.39%) 和爪 (CV = 2.60% ~ 11.68%) 的变异都很小。主成分分析筛选的第一主成分为喙末端、跗节 I、跗节 II 和爪, 不同的椭圆区间范围提示这些特征组合基本处于稳定的范围内。与蚜虫的取食行为和附着于植物表面相关的形态特征, 如喙末端、跗节 I、跗节 II 和爪等在不同类群间存在显著的相似性, 暗示了寄生于竹类植物叶片的蚜虫在这些形态特征上的趋同适应。最后结合蚜虫的生物学信息, 初步探讨了形态适应的机制。

关键词: 蚜虫; 寄主植物; 竹类; 形态特征; 形态适应

中图分类号: Q969.367.1 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)06-0991-11

Morphometric variation of eight aphid species feeding on the leaves of bamboos

FANG Yan^{1,2}, QIAO Ge-Xia^{1,*}, ZHANG Guang-Xue¹ (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Morphological variation of eight aphid species feeding on the leaves of bamboos, viz. *Astegopteryx bambusifoliae* (Takahashi), *Astegopteryx minuta* (van der Goot), *Cerataphis bambusifoliae* Takahashi, *Ceratovacuna silvestrii* (Takahashi) and *Chaitoregma tattakana* (Takahashi) of Hormaphididae, *Melanaphis bambusae* (Fullaway) of Aphididae, and *Takecallis arundinariae* (Essig) and *Takecallis taiwanus* (Takahashi) of Drepanosiphidae, were studied based on morphometric data of 34 morphological characters, of which 28 characters were statistically analysed. The results indicated that some characters, such as body, siphunculi and antennae, were very different among the three families, but some others, such as the ultimate rostral segments, tarsal segments I, tarsal segments II and claws, were similar. The variations of the following characters within species were quite small: ultimate rostral segments (CV = 3.73% – 7.59%), tarsal segments I (CV = 4.16% – 12.05%), tarsal segments II (CV = 3.10% – 8.39%) and claws (CV = 2.60% – 11.68%). Principal component analysis filtered the first principal component, which included the characters of ultimate rostral segments, tarsal segments I, tarsal segments II and claws. The bivariate plots (ovals in plots were 95% confident ellipses for every species) of these characters showed steady ranges.

基金项目: 国家自然科学基金项目(30570214, 30670240); 国家基础科学人才培养基金项目(NSFC-J0030092)

作者简介: 方燕, 女, 1981 年 6 月生, 浙江人, 博士研究生, 从事蚜虫与寄主植物关系研究, E-mail: fangyan@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: qiaogx@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2006-03-03; 接受日期 Accepted: 2006-09-26

The results showed that the characters , such as ultimate rostral segments , tarsi and claws , which are related to aphid feeding behavior and adhesion on the surfaces of plants , were obviously similar among different taxa . These suggested that convergent adaptation occurred in these characters of the aphid species on the leaves ' surfaces of bamboos . Combined with biological data of these aphids , the mechanism of morphological adaptation in these species was tentatively discussed .

Key words : Aphids ; host plants ; bamboos ; morphological characters ; morphological adaptation

蚜总科(Aphidoidea)隶属于昆虫纲半翅目(Hemiptera)胸喙亚目(Sternorrhyncha) ,世界上已知蚜虫 4 500 余种 ,分属于 13 科约 500 属(张广学和钟铁森 ,1983 ;Remaudière and Remaudière , 1997 ;Qiao and Zhang , 2004) ,有部分种类是农林经济作物上的重要害虫。蚜虫的寄主植物种类繁多 ,涉及 267 科 2 120 属 ,尤其以菊科、禾本科、豆科、伞形科、唇形科、蔷薇科、茜草科、兰科、壳斗科、杨柳科、胡桃科等植物为主 ,蚜虫在寄主植物上的取食部位亦丰富多样 ,主要有叶片、嫩梢、嫩枝、茎、花、根部、果实等(Blackman and Eastop , 1994 , 2000 ;方燕等 2006)。有些蚜虫一个种取食多种寄主植物 ,甚至包括多个植物科 ,属多食性 ,如瘿绵蚜科的倍蚜取食漆树科植物和苔藓植物 ,还如棉蚜、桃蚜等世界广布的蚜虫 ;有些蚜虫一个种取食单个科或属的一种或几种寄主植物 ,属寡食性或单食性 ,如绝大多数种类的蚜虫。因此不难发现 ,同类寄主植物同一部位上可同时寄生多种蚜虫 ,如寄生于杨属植物叶片上的扁蚜科杨一条角蚜 *Doraphis populi* (Maskell) ,瘿绵蚜科的尼三堡瘿绵蚜 *Epipemphigus niisimae* (Matsumura) 和杨粗毛绵蚜 *Pachypappa populi* (Linnaeus) ,毛蚜科的白曲毛蚜 *Chaitophorus leucomelas* (Koch) 和白杨毛蚜 *Chaitophorus populeti* (Panzer) 等。这些蚜虫隶属于不同的属甚至科 ,多数形态有较大差别 ,但因其取食同类寄主植物同一部位 ,其某些形态特征是否有较大适应性 ? 目前 ,此方面的研究国内外鲜有报道。

竹类植物隶属于禾本科竹亚科 ,是陆地森林生态系统的重要组成部分 ,分布广泛 ,具有良好的经济、生态和社会效益 ,已成为世界森林资源的重要组成部分(杨校生 ,2003)。我国是世界上最主要的产竹国 ,竹类植物主要分布在南方的 17 个省(市) ,竹子的种类、林面积、蓄积量等都雄居世界首位(谢贻发等 ,2004)。竹类植物的叶片具有典型的禾本科植物特征 ,叶片长椭圆形至披针形 ,中脉突起 ,两边有

侧脉数条 ,平行排列 ,叶缘一边有小锯齿 ,另一边则近于平滑(周芳纯 ,1998)。又据记载世界寄生于竹类植物上的蚜虫有蚜科(Aphididae)的蚜亚科(Aphidinae) 4 属 9 种和长管蚜亚科(Macrosiphinae) 1 属 4 种 ,斑蚜科(Drepanosiphidae)的角斑蚜亚科(Myzocallidinae) 6 属 10 种 ,扁蚜科(Hormaphididae)的坚蚜亚科(Cerataphidinae) 9 属 20 种(徐天森 , 1991 ;Blackman and Eastop , 1994) ;其中有部分种类寄生于竹类植物叶片上。

鉴于竹类植物重要的经济价值以及竹类植物上丰富的蚜虫种类 ,本文选取寄生于竹类植物叶片上的部分蚜虫为研究对象来进行形态适应方面的研究 ,比较说明各种形态特征或形态特征组合在竹类植物叶片上的不同适应性 ,结合蚜虫生物学资料及竹类植物表面特征 ,探讨蚜虫的形态特征与其寄生于同类植物同一部位的关系 ,并初步讨论其成因。

1 材料与方法

1.1 材料

根据研究需要以及本所馆藏的标本量 ,遵循尽量覆盖所有科、选择具有代表性种的原则 ,本文选取寄生于竹类植物叶片上的 3 科 6 属共 8 种蚜虫 ,即居竹舞蚜 *Astegopteryx bambusifoliae* (Takahashi) ,小舞蚜 *Astegopteryx minuta* (van der Goot) ,居竹坚蚜 *Cerataphis bambusifoliae* Takahashi、林栖粉角蚜 *Ceratovacuna silvestrii* (Takahashi) ,塔毛角蚜 *Chaitoregma tattakana* (Takahashi) ,竹色蚜 *Melanaphis bambusae* (Fullaway) ,竹纵斑蚜 *Takecallis arundinariae* (Essig) 和竹梢凸唇斑蚜 *Takecallis taiwanus* (Takahashi) ,具体信息见表 1。选取的每种蚜虫个体数在 50 ~ 100 之间。所有观测标本存放于中国科学院动物研究所动物标本馆。

表 1 观测的 8 种蚜虫标本信息

Table 1 Collection data of the specimens of eight aphid species examined

科 Family	种类 Species	蚜型 Morph	采集时间 Date	采集地点 Location	个体数 Number of individuals
扁蚜科 Hormaphididae	居竹舞蚜 <i>Astegopteryx bambusifoliae</i> (Takahashi)	无翅孤雌蚜 Apterous viviparous female	1959.6.22	云南宾川 Binchuan, Yunnan	40
			1982.2.13	云南昆明 Kunming, Yunnan	3
			1982.3.26	云南昆明 Kunming, Yunnan	5
			1982.8.15	湖南江永 Jiangyong, Hunan	11
			1984.2.26	广东广州 Guangzhou, Guangdong	4
			1984.3.9	广东 Guangdong	5
			1995.4.18	云南六库 Liuku, Yunnan	2
			2000.12.21	越南 Langson, Vietnam	7
			2002.8.1	云南黑龙潭 Heilongtan, Yunnan	3
	小舞蚜 <i>Astegopteryx minuta</i> (van der Goot)	无翅孤雌蚜 Apterous viviparous female	1980.5.11	云南盐津 Yanjin, Yunnan	1
			1982.7.31	云南昆明 Kunming, Yunnan	7
			1982.8.2	云南昆明 Kunming, Yunnan	5
			1995.4.30	云南景洪 Jinghong, Yunnan	3
			1998.3.11	广西南宁 Nanning, Guangxi	15
			1998.3.12	广西防城 Fangcheng, Guangxi	19
			2000.12.11	越南 Vixuyen, Vietnam	6
			2000.12.16	越南 Hairuang, Vietnam	12
	居竹坚蚜 <i>Cerataphis bambusifoliae</i> Takahashi	无翅孤雌蚜 Apterous viviparous female	1977.10.24	湖北恩施 Enshi, Hubei	7
			1980.12.8	四川 Sichuan	4
			1996.9.12	福建江山 Jiangshan, Fujian	4
			1996.9.12	福建龙岩 Longyan, Fujian	7
			2003.7.18	福建武夷山 Wuyishan, Fujian	2
			2003.7.20	福建武夷山 Wuyishan, Fujian	5
			2004.5.25	福建武夷山 Wuyishan, Fujian	6
			不详	台湾 Taiwan	14
	林栖粉角蚜 <i>Ceratovacuna silvestrii</i> (Takahashi)	无翅孤雌蚜 Apterous viviparous female	1977.10.23	湖北恩施 Enshi, Hubei	21
			1982.4.20	云南勐腊 Mengla, Yunnan	9
			1991.4.18	福建将乐 Jiangle, Fujian	35
			1994.6.3	陕西楼观台 Louguantai, Shaanxi	2
			1995.3.31	云南小勐仑 Xiaomenglun, Yunnan	4
			2000.5.29	贵州习水 Xishui, Guizhou	2
			2000.6.2	贵州赤水 Chishui, Guizhou	11
			2000.6.3	贵州赤水 Chishui, Guizhou	14
			2004.11.11	陕西周至 Zhouzhi, Shaanxi	4
	塔毛角蚜 <i>Chaitoregma tattakana</i> (Takahashi)	无翅孤雌蚜 Apterous viviparous female	1924.5	日本 Tattaka, Japan	4
			1960.2.28	云南昆明 Kunming, Yunnan	4
			1965.5.13	四川灌县 Guanxian, Sichuan	15
			1988.10.12	湖南大庸 Dayong, Hunan	29
			2002.5.29	贵州梵净山 Fanjingshan, Guizhou	35
蚜科 Aphididae	竹色蚜 <i>Melanaphis bambusae</i> (Fullaway)	无翅孤雌蚜 Apterous viviparous female	1958.4.14	广东广州 Guangzhou, Guangdong	35
			1975.5.10	浙江临安 Lin'an, Zhejiang	7
			1975.5.26	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	6
			1982.4.29	福建崇安 Chong'an, Fujian	1
			1984.2.25	广东广州 Guangzhou, Guangdong	2
			1985.1	湖南长沙 Changsha, Hunan	10
斑蚜科 Drepanosiphidae	竹纵斑蚜 <i>Takecallis arundinariae</i> (Essig)	有翅孤雌蚜 Alate viviparous female	1960.2.18	云南昆明 Kunming, Yunnan	6
			1975	山东青岛 Qingdao, Shandong	9
			1975.4.29	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	5
			1975.5.4	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	10
			1975.5.9	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	5
			1975.5.24	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	4
			1975.6.12	山东泰山 Taishan, Shandong	2
			1979.9.3	云南 Yunnan	4
			1980.5.24	云南 Yunnan	7
			1981.6.11	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	2
			1981.6.12	江苏南京 Nanjing, Jiangsu	1
			1982.2.12	云南昆明 Kunming, Yunnan	1
	竹梢凸唇斑蚜 <i>Takecallis taiwanus</i> (Takahashi)	有翅孤雌蚜 Alate viviparous female	1965.5.21	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	1
			1975.4.26	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	4
			1975.4.29	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	8
			1975.5.4	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	45
			1975.5.9	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	14
			1975.6.12	山东泰山 Taishan, Shandong	11
			1979.5.29	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	11

1.2 方法

1.2.1 特征选择和测量：本研究所用的蚜虫标本都于近 50 年内采集，多数采自我国南方地区。这些

标本在采集过程中均置于 75% 或 95% 的酒精中，密封保存，同时记录标本的基本信息。实验室内制作成玻片标本（阿拉伯胶混和液封闭法和加拿大胶封闭法），于光学显微镜下观察。方法见张广学和钟铁森（1983）及 Lazzari 和 Voegtlin（1993）。

选取成熟的蚜虫个体观测形态特征。扁蚜科和蚜科的各种蚜虫无翅孤雌型较为丰富,而斑蚜科多为散居型,有翅孤雌型居多,因此研究选用扁蚜科和蚜科 6 种蚜虫的无翅孤雌蚜和斑蚜科 2 种蚜虫的有翅孤雌蚜。选取分类学上常用的量度特征和与蚜虫取食行为及蚜虫在寄主植物表面附着可能有关的特征进行观测。Footitt 和 Mackquer(1990)对蚜虫个体

左右两侧共有特征量度值进行配对样本 T 检验,结果显示左右两侧没有显著差异。因此,选取虫态好的玻片标本进行测量,对于左右两侧均有的特征,如触角、足等,选取状态好的一侧观察和测量。本研究需要选取的形态特征及对应的字母缩写见表 2(孟玲等,1998;刘健等 2003)。

表 2 观察和测量的形态特征及其字母缩写

Table 2 The characters observed and measured and their abbreviations

缩写 Abbreviations	变量 Variables	缩写 Abbreviations	变量 Variables
BODYL *	体长 Body Length	MFL *	中足股节长 Middle leg, femur, length
BODYW *	体宽 Body width	MTL *	中足胫节长 Middle leg, tibia, length
ANTL I *	触角节 I 长 Antennal segment I, length	MTW *	中足胫节宽 Middle leg, tibia, width
ANTL II *	触角节 II 长 Antennal segment II, length	MTIL *	中足附节 I 长 Middle leg, tarsal segment I, length
ANTL III *	触角节 III 长 Antennal segment III, length	MTIIL *	中足附节 II 长 Middle leg, tarsal segment II, length
ANTW III *	触角节 III 宽 Antennal segment III, width	HFL *	后足股节长 Hind leg, femur, length
ANTL IV	触角节 IV 长 Antennal segment IV, length	HTL *	后足胫节长 Hind leg, tibia, length
ANTL V	触角节 V 长 Antennal segment V, length	HTW *	后足胫节宽 Hind leg, tibia, width
ANTLIV *	触角末节基部长 Antennal segment IV, base, length	HTIL *	后足附节 I 长 Hind leg, tarsal segment I, length
PTL *	触角末节鞭部长 Antennal segment IV, Processus terminalis, length	HTIIL *	后足附节 II 长 Hind leg, tarsal segment II, length
URSLIVV *	喙末端长 Ultimate rostral segment, length	FCL *	前足爪长 Fore leg, claw, length
URSWIVV *	喙末端宽 Ultimate rostral segment, basal width	MCL *	中足爪长 Middle leg, claw, length
FFL *	前足股节长 Fore leg, femur, length	HCL *	后足爪长 Hind leg, claw, length
FTL *	前足胫节长 Fore leg, tibia, length	SL	腹管长 Siphunculus, Length
FTW *	前足胫节宽 Fore leg, tibia, width	SBD	腹管基宽 Siphunculus, basal diameter
FTIL *	前足附节 I 长 Fore leg, tarsal segment I, length	SAD	腹管端宽 Siphunculus, apical diameter
FTIIL *	前足附节 II 长 Fore leg, tarsal segment II, length	CL	尾片长 Cauda, length

* :用于统计检验的特征 The characters used in statistical analysis.

用 Leitz 光学显微镜观察蚜虫玻片标本各部位的形态特征,SONY DSC-F 717 型数码相机拍摄记录各种蚜虫的形态特征,并观察比较。测量特征,各度量值分别指:体长从额的前缘到尾片顶端的长度;体宽即为腹部最宽处的宽度;喙末端长均指喙节 IV

+ V 长度,沿中沟测量,不包括微感觉器;喙末端宽指喙节 IV 基部最大宽度;测量足的各节及爪长一般标尺都平行于各足节的主轴,测量弯曲的足节长特别是后足胫节长时,分次调整标尺方向,尽量保证测量准确性;胫节宽一般测量近端部宽度。

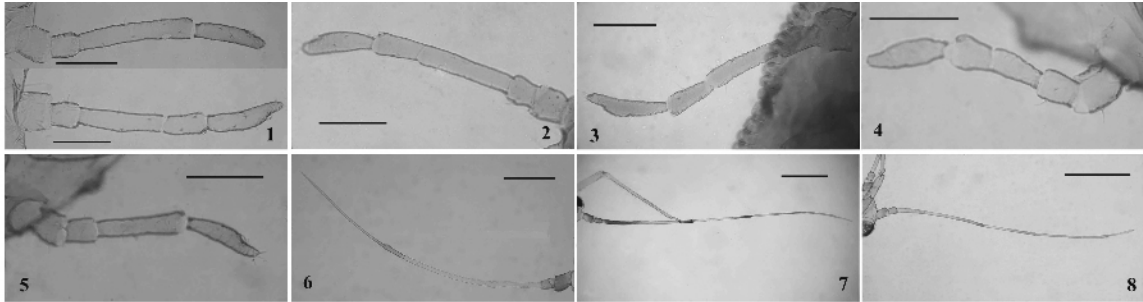


图 1 触角

Fig. 1 The antennae (Scale bars : 1 - 5 = 0.10 mm ; 6 = 0.20 mm ; 7 , 8 = 0.50 mm)

1. 居竹舞蚜 *Asteopteryx bambusifoliae* (Takahashi); 2. 小舞蚜 *Asteopteryx minuta* (van der Goot); 3. 居竹坚蚜 *Cerataphis bambusifoliae* Takahashi ; 4. 林栖粉角蚜 *Ceratovacuna silvestrii* (Takahashi); 5. 塔毛角蚜 *Chaitoregma tattakana* (Takahashi); 6. 竹色蚜 *Melanaphis bambusae* (Fullaway); 7. 竹纵斑蚜 *Takecallis arundinariae* (Essig); 8. 竹梢凸唇斑蚜 *Takecallis taiwanus* (Takahashi). 下同 The same for the following figures.

比较 8 种蚜虫的触角和腹管,发现存在一定区别。扁蚜科的 5 种蚜虫中居竹舞蚜的触角为 4 或 5

节,小舞蚜、居竹坚蚜、林栖粉角蚜的触角为 5 节,而塔毛角蚜的触角为 4 节,竹色蚜、竹纵斑蚜和竹梢凸

唇斑蚜的触角都是典型的 6 节(见图 1)。因此,主要比较触角前 3 节和触角末节各部的长和触角节Ⅲ的宽。扁蚜科 5 种蚜虫的腹管都比较短:舞蚜属的 2 种蚜虫腹管位于多毛的圆锥体上,林栖粉角蚜的

腹管为短圆锥状,居竹坚蚜的腹管为环状,而塔毛角蚜的为截断状,蚜科竹色蚜的腹管为筒形,斑蚜科竹纵斑蚜和竹梢凸唇斑蚜这 2 种蚜虫的腹管为短筒形(见图 2)。因此,腹管不被测量比较。

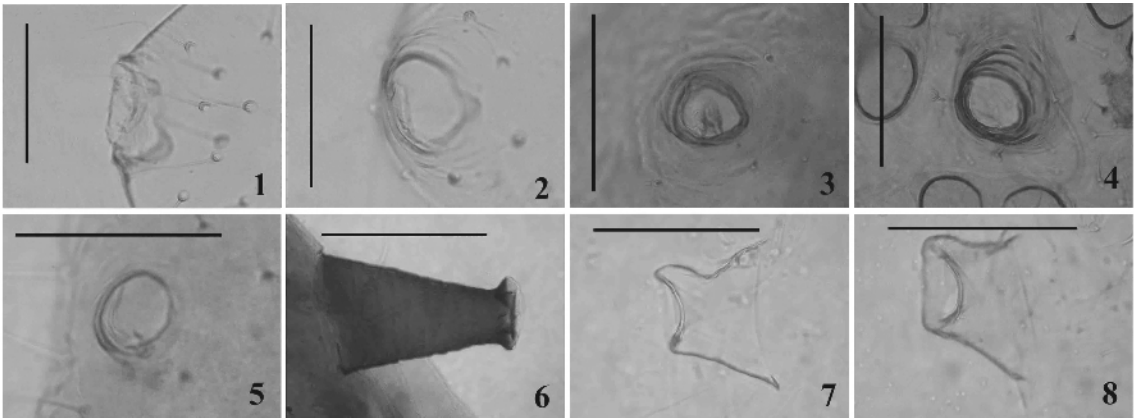


图 2 腹管

Fig. 2 The siphunculi (Scale bars = 0.10 mm)

1.2.2 形态数据分析:具体分析 8 种蚜虫不同部位形态特征,结合其简要描述,比较异同点。用 SPSS 软件计算每种蚜虫各形态特征测量值的平均值(mean)、标准差(standard deviation,SD)和变异系数(coefficient variability,CV)。对 8 种蚜虫的特征进行主成分分析,在 SPSS 软件中进行因子分析,因子的提取依据相关系数矩阵,运用主成分分析法,对因子载荷矩阵用方差极大法旋转,最后记录旋转后的因子载荷矩阵,由此筛选具有代表性的特征。统计方

法说明见杜荣骞(2003),余建英和何旭宏(2003)。将筛选的特征两两对应作图,运用 SYSTAT 软件统计计算后标出各种蚜虫的 95% 椭圆置信区间,以便进一步分析。

2 结果与分析

2.1 主要特征的比较形态学

2.1.1 体形、触角与腹管:八种蚜虫的体形有一定的区别(见图 3)。扁蚜科的 5 种体形基本为卵圆

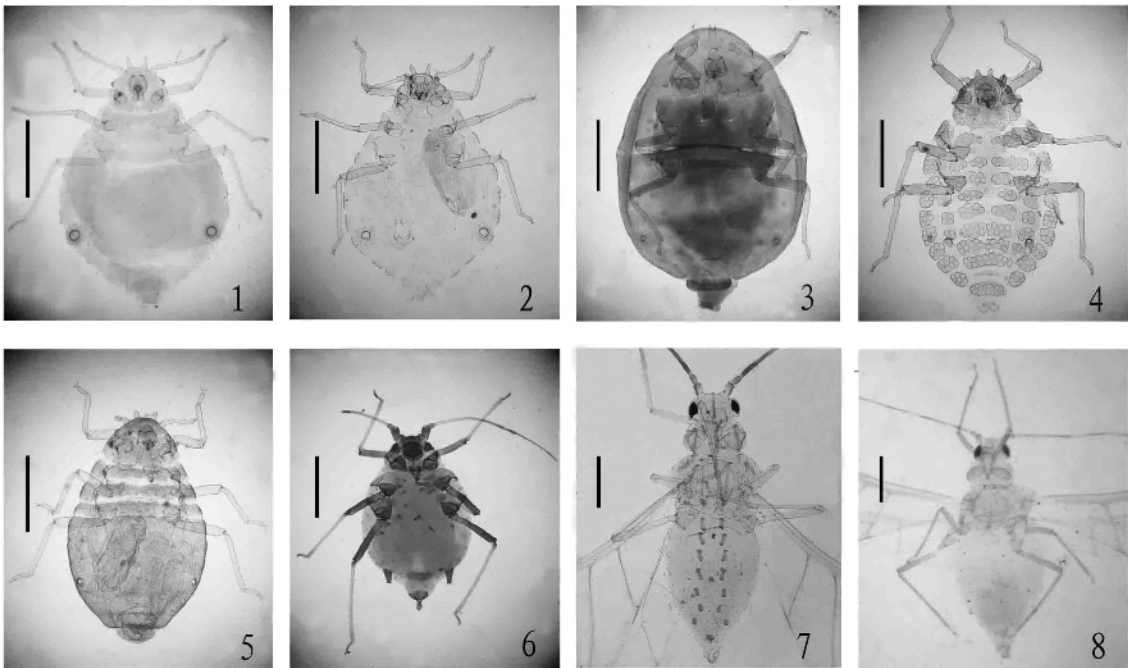


图 3 整体背面观

Fig. 3 The whole dorsal views (Scale bars = 0.50 mm)

形。舞蚜属的 2 种在体形上没有很大的区别。居竹坚蚜的体形较特别,玻片标本整体骨化褐色,腹部背片Ⅷ半月形,游离,其他体节愈合;足盘踞在虫体之下,股节伸展之后其末端很少超出体缘。林栖粉角蚜体表粗糙,蜡片明显,蜡片在体背沿两边中、侧、缘三列按节分布。塔毛角蚜整体骨化,褐色或深褐色,蜡胞在节间斑处呈放射状排列;前、中、后胸分节明显(Ghosh , 1988 ; 乔格侠 , 1996)。竹色蚜的体形亦为卵圆形。凸唇斑蚜属的 2 种体形都为长卵形。竹纵斑蚜腹部背片Ⅰ-Ⅶ各有 1 对纵斑;而竹梢凸唇斑蚜腹部背片Ⅰ-V 有中瘤各 1 对。后 3 种附肢相对长

度均大于扁蚜科(Ghosh and Quednau , 1990 ; 乔格侠等 2005)。

这 8 种蚜虫的触角(图 1 所示)除节数不同外,形状也有很大不同:扁蚜科 5 种蚜虫触角都比较粗、短;竹纵斑蚜、竹梢凸唇斑蚜和竹色蚜虽属于两个不同的科,但触角节数相同,都为细长型,触角各节的绝对长度各不相同。腹管的形态(图 2 所示)总体分为两大类,扁蚜科的腹管都很短,竹色蚜、竹纵斑蚜和竹梢凸唇斑蚜的腹管有一定长度;从长与宽的比例看,竹色蚜的腹管相对长度最长,斑蚜科凸唇斑蚜属的 2 种蚜虫腹管相对长度次之。

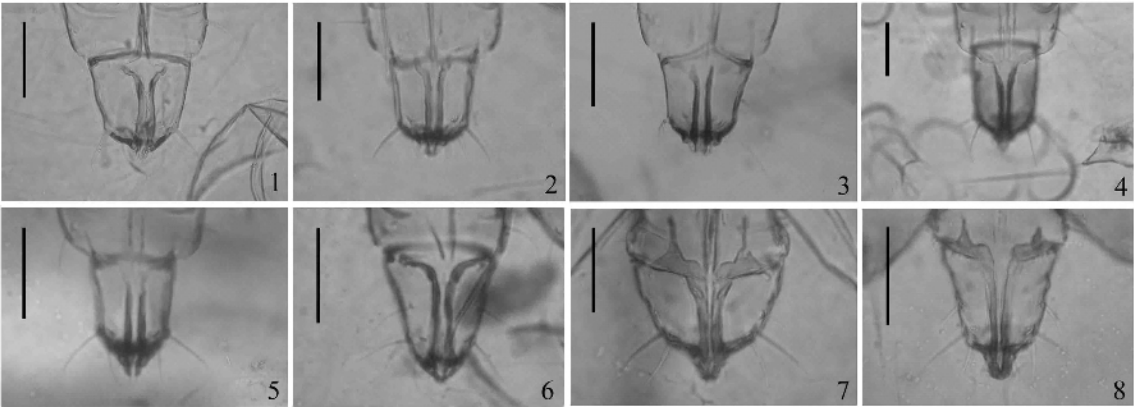


图 4 喙末端

Fig. 4 The ultimate rostral segments(Scale bars = 0.05 mm)

2.1.2 喙、跗节与爪:蚜虫的所有部位中,与植物表面接触最密切的是喙和各足的跗节及爪,喙主要用于取食植物,而跗节和爪能够使蚜虫附着于植物表面。由图 4 可以看出,从整个蚜虫类群看,这 8 种蚜虫的喙末端有其相似之处,它们的喙末端 IV + V 基本愈合,都比较短粗,喙长与宽的比例处于一个较小的范围内,接近 1。但仔细观察它们的喙末端,存在细微的区别:各种蚜虫的喙末端各具特色,扁蚜

科的 5 种蚜虫喙末端比较短粗,近方形,而竹色蚜的喙末端也较短粗,近三角形;竹纵斑蚜和竹梢凸唇斑蚜的喙末端形状与竹色蚜的近似,为近三角形,但竹纵斑蚜的喙极短粗,有时宽甚至超过长;竹纵斑蚜和竹梢凸唇斑蚜的喙末端的基部都有 1 对相似的褐色斑块。从图 5 看,每种蚜虫的各足跗节和爪形态上相似,各节跗节长差别较小,跗节Ⅱ与跗节Ⅰ长度的比例值也非常相近,基本处于 2.61 ~ 3.22 倍之间。

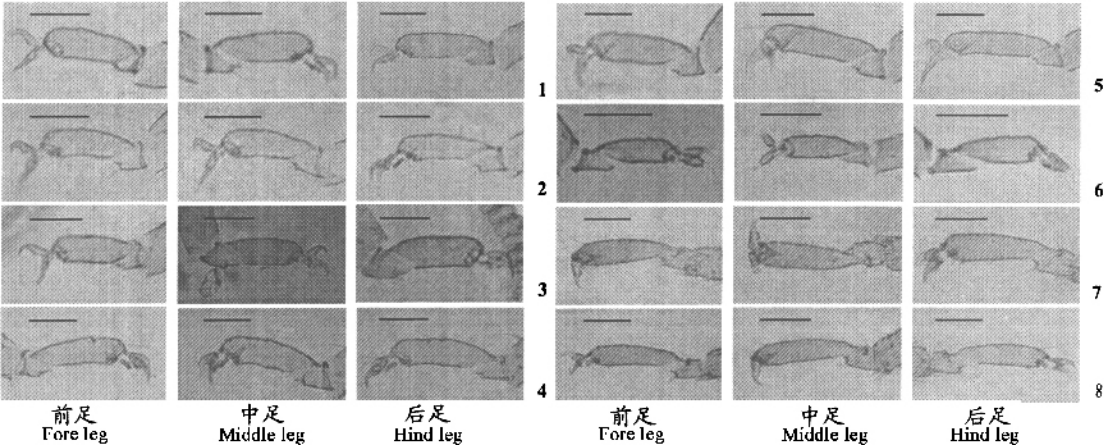


图 5 跗节

Fig. 5 The tarsi (Scale bars = 0.05 mm)

2.2 形态特征的统计分析

由以上分析可得 ,蚜虫的有些特征不能准确测量 ,有些特征在一些种中不存在 ,因此 ,总体分析 8 种蚜虫中都可用的特征。根据形态特征的观察以及具体测量过程中所遇到的实际问题 ,共比较蚜虫的 28 个形态特征(在表 2 中用“ * ”标出) ,计算这些特征的平均值、标准差和变异系数。由计算结果看 ,每个特征测量值的平均值、标准差和变异系数在 8 种蚜虫种间各不相同 ;所有特征的变异系数处于 2.60% ~ 18.40% 之间。

2.3 形态特征主成分分析及特征两两对应作图结果

八种蚜虫 28 个特征之间的相关系数(主成分分析中的相关系数矩阵)可揭示各个特征之间的相关性。计算得的相关系数显示 ,大多数的特征之间有一定的相关性($r > 0.60$)。主成分分析的结果能将各形态特征科学地分组。从表 3 可以看出 ,前四个主成分对总体方差的贡献率分别为 38.607%、37.590%、7.348%、4.530% ,其和达到了 88.075% ,即前四个主成分能够反映出所有特征信息的 88.075%。

从表 3 看 ,喙末端长 ,胫节宽 ,跗节Ⅰ长、跗节Ⅱ长、爪长 ,中足股节长与第一主成分的关系较为密切 ,其值都达到了 0.600 以上 ,而这一组特征与植物表面接触最为密切。体长、触角前 3 节长、触角末节鞭部和基部长 ,除中足股节长外的各足股节、胫节长与第二主成分的关系密切 ,这一组特征在不同的类群之间存在明显差异。第三主成分中主要的影响特征是体宽。第四主成分中主要的影响特征是喙末端宽。

根据主成分分析的结果 ,将第一主成分中的特征两两对应散点图 ,给出各种蚜虫 95% 椭圆置信区间 ,从中筛选出重叠较好、范围较近的如图 6、7 所示的各对特征。跗节Ⅰ及爪 ,各足之间两两对应作图(图 7)后发现 ,8 种蚜虫间在一定范围内是相互重叠的 ,但也有两种蚜虫之间完全分开的 ,如各足跗节Ⅰ的两两对应图(图 7 : A ,B ,C)中竹色蚜与凸唇斑蚜属的 2 种及与林栖粉角蚜之间没有任何重叠 ,在各足爪长的两两对应图(图 7 : D ,E ,F)中竹色蚜与塔毛角蚜和林栖粉角蚜之间没有任何重叠 ,喙末端长与各足爪长和喙末端长与宽等特征之间的两两对应图(图 6)显示林栖粉角蚜被完全的独立出来 ,在喙末端长与各足爪长的关系图(图 6 : A ,B ,C)中塔毛角蚜与竹色蚜和竹梢凸唇斑蚜是完全分开的 ,在

喙末端长与宽的关系图(图 6 : D)中竹纵斑蚜的大部分个体也没在共同叠加范围内。由此可知 ,林栖粉角蚜在这 8 种蚜虫中比较特殊 ,被孤立 ,但从总体上看 ,考虑整个蚜虫类群 ,图 6、7 所显示的特征两两之间 ,各种蚜虫基本处于相近范围之内。

表 3 8 种蚜虫 28 个形态特征变量旋转后的因子载荷矩阵、特征值和贡献率

Table 3 Rotated component matrix eigenvalue and contributions of 28 variables calculated from eight aphid species				
变量 Variable	主成分 Principle component			
	1	2	3	4
BODYL	0.337	0.736	0.519	-0.012
BODYW	0.325	-0.218	0.834	0.031
ANTLI	0.105	0.894	0.033	0.321
ANTLII	-0.086	0.929	0.136	0.070
ANTLIII	-0.173	0.963	-0.060	-0.093
ANTWIII	0.536	0.493	-0.255	-0.162
ANTBLVI	-0.118	0.951	0.011	-0.067
PTL	-0.424	0.636	-0.331	0.494
URSLIVV	0.728	0.082	0.100	0.503
URSWIVV	0.347	0.449	0.139	0.611
FFL	0.399	0.889	-0.003	-0.048
FTL	-0.003	0.976	-0.147	0.083
FTW	0.854	-0.187	0.306	0.141
FTIL	0.778	0.367	0.165	0.076
FTIIL	0.812	0.482	0.098	-0.151
MFL	0.791	0.430	0.028	-0.001
MTL	0.041	0.937	-0.192	0.154
MTW	0.830	-0.191	0.378	0.103
MTIL	0.800	0.336	0.306	0.103
MTIIL	0.826	0.431	0.171	-0.182
HFL	0.473	0.843	0.099	-0.035
HTL	0.054	0.970	-0.095	0.145
HTW	0.821	-0.159	0.395	0.096
HTIL	0.755	0.271	0.398	0.120
HTIIL	0.850	0.340	0.206	-0.229
FCL	0.901	-0.256	-0.117	0.096
MCL	0.906	-0.243	-0.083	0.064
HCL	0.892	-0.237	-0.118	0.043
特征值 Eigenvalue	10.810	10.525	2.057	1.268
贡献率(%) % of variance	38.607	37.590	7.348	4.530
累计贡献率(%) Cumulative %	38.607	76.197	83.545	88.075

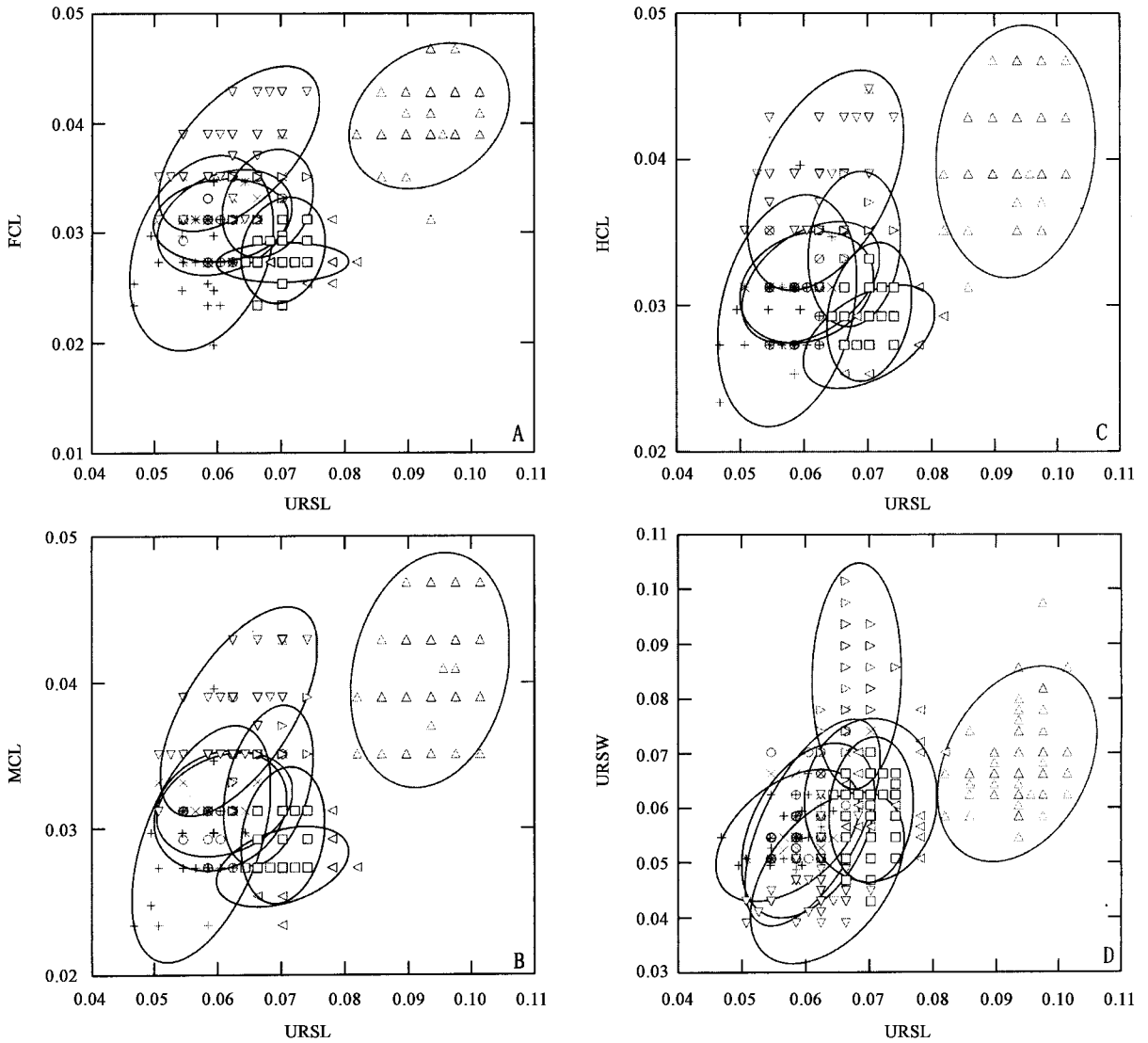


图 6 8 种蚜虫喙末端长与各足爪长、喙末端宽的两两对应散点图和 95% 椭圆置信区间(单位: mm)

Fig. 6 The bivariate plots and 95% confidence ellipses of length of ultimate rostral segments against length of claws, width of ultimate rostral segments for eight aphid species (the units are mm)

○: 居竹舞蚜 *Astegopteryx bambusifoliae* (Takahashi); ×: 小舞蚜 *Astegopteryx minuta* (van der Goot); +: 居竹坚蚜 *Cerataphis bambusifoliae* Takahashi; △: 林栖粉角蚜 *Ceratovacuna silvestrii* (Takahashi); ▽: 塔毛角蚜 *Chaitoregna tattakana* (Takahashi); ◁: 竹色蚜 *Melanaphis bambusae* Fullaway; ▷: 竹纵斑蚜 *Takecallis arundinariae* (Essig); □: 竹梢凸唇斑蚜 *Takecallis taiwanus* (Takahashi). 下图同 The same for Fig. 7.

3 讨论

3.1 蚜虫种内的形态变异

蚜虫的形态特征在种内存在一定变异,这种变异可以用各特征的变异系数或测量值的范围表示。在形态分类上要确定一个物种需要结合多个形态特征。根据以往蚜虫分类学的实践经验,同种蚜虫的不同个体之间,在光学显微镜下观察到的特征,形态基本稳定,量度值有一个比较稳定的变化范围,一般用范围或者平均值结合标准差表示。这说明不同的蚜虫种内能观察的特征形态相同,可度量的形态特

征值存在相应程度的变异。

本文的研究结果支持上述观点,8 种蚜虫的主要特征在种内基本相同,而特征的测量值在种内存在变异。有些特征在各种内的变异系数较小,如:喙末端长度(CV = 3.73% ~ 7.59%)、前足跗节 II 长度(CV = 3.17% ~ 8.39%)、中足跗节 II 长度(CV = 3.10% ~ 7.40%)及后足跗节 II 长度(CV = 3.19% ~ 7.83%)。Footitt 和 Mackquer(1990)对黑长足大蚜 *Cinara nigra* 一个地理种群计算测量所有形态特征的变异系数后发现,各个特征的变异系数范围为 3.10% ~ 22.8%; Sokal(1952)对杨横痃绵蚜

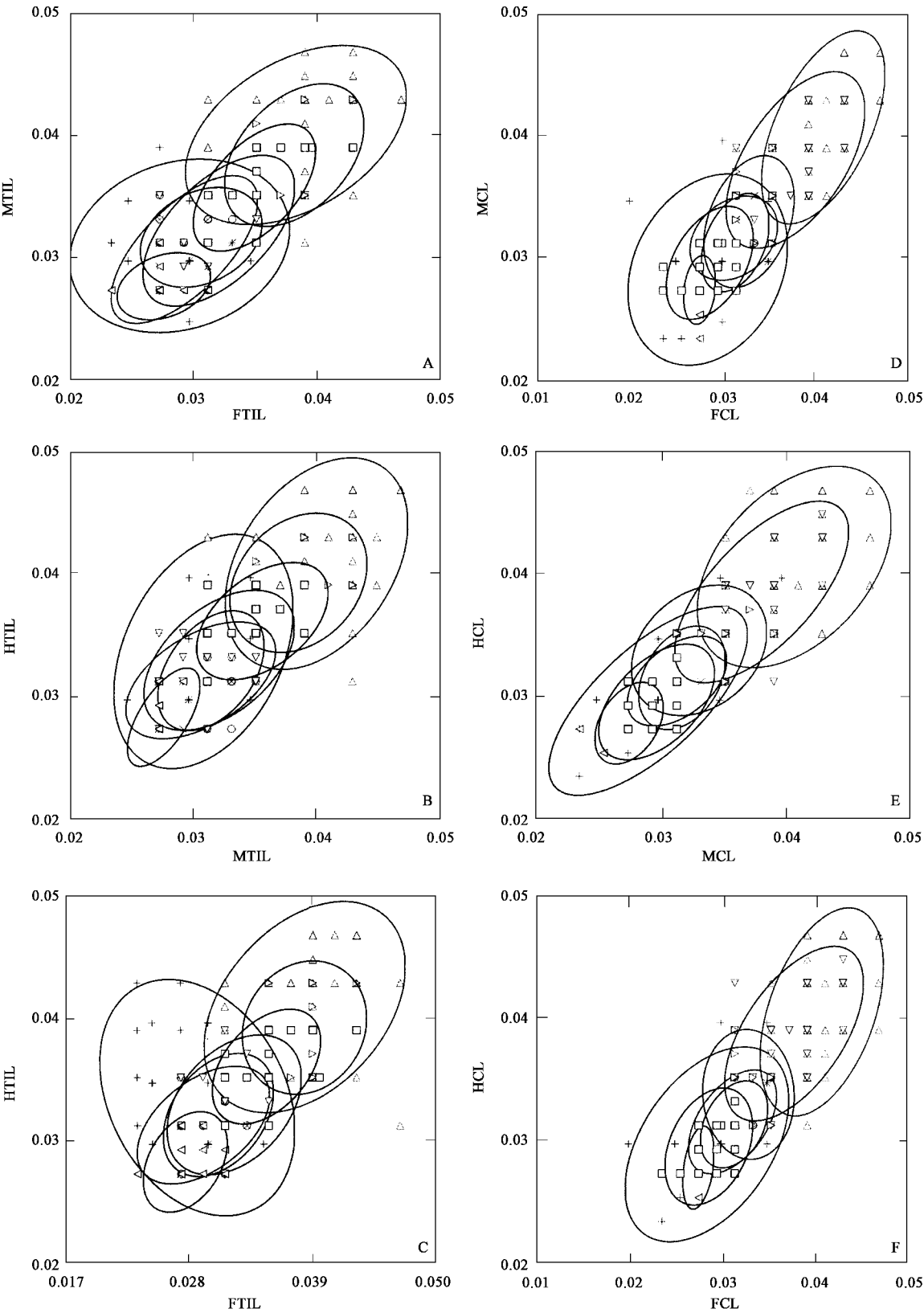


图 7 8 种蚜虫各足跗节 I 长两两对应、各足爪长两两对应的散点图和 95% 椭圆置信区间(单位 : mm)

Fig. 7 The bivariate plots and 95% confidence ellipses of alternating length of tarsal segments I and alternating length of claws among each legs for eight aphid species(the units are mm)

Pemphigus populitransversus 不同地理种群计算所测量的形态特征值的变异系数,所有变异系数范围为 3.10% ~ 16.30%。从上述研究可知,蚜虫不同的地理种群间存在变异,则不同的特征在种内肯定存在变异。而形态特征的变异与很多因素有关,如蚜虫个体发育的差异、采集地点、采集时间的差异等。本研究所涉及的蚜虫标本采自不同地区,而且各种蚜虫的采集时间跨度很大,从 1959 年到 2004 年不等,这些可能都是导致形态特征存在种内变异的原因。

进一步观察形态特征值的变异系数发现:喙末端长和跗节 II 长的变异系数值较小,在 8 种蚜虫之间的变化范围最小;跗节 I 和爪长的变异系数值和范围也较小。喙、跗节 I、跗节 II 和爪是蚜虫与植物表面密切接触的部位,也是与蚜虫取食行为密切相关的部位。选取的 8 种代表性蚜虫全部在竹类植物叶片表面取食,有着极为相似的小生境,这些特征变异系数在种间变化范围较小说明这些特征因为取食植物相同的部位而发生了趋同和适应。因此,无论在系统位置上存在多大的差异,取食植物相同部位的蚜虫,其与取食行为密切相关的器官或特征则表现出较强的形态适应和趋同。

3.2 蚜虫种间的形态比较

从统计结果看,8 种蚜虫有一部分形态特征比较相近或者呈现一定的变化规律。绝对长度在种间的变化趋势基本相同的特征包括触角节 I ~ III 长度,各足股节和胫节长度,各足胫节宽度和跗节长度及各足爪长等。从本文的研究结果来看,蚜虫的体形、触角、腹管及各足股节和胫节等形态特征在科间存在较大差异,尤其是触角和腹管。但是就整个蚜虫类而言,8 种蚜虫的喙末端相对比较粗短,结构非常相近;且跗节和爪的形态基本相似。

因此,蚜虫的外形、触角、腹管、各足股节和胫节等形态在不同科间有明显不同,而喙末端、跗节 I、跗节 II 和爪等形态特征在不同科间非常相似,表现出很大的趋同性。

3.3 蚜虫形态特征与蚜虫生物学的关系

蚜虫各形态特征的不同与蚜虫的生物学密切相关。不同种蚜虫的活动能力有差别。扁蚜科的蚜虫体被蜡粉或蜡丝,基本静止不动或活动性小。斑蚜科蚜虫以有翅型居多,体被薄蜡粉或不被蜡粉,活动比较迅速。蚜科蚜虫种类繁多,是较为进化的类群,该类群的种类,如竹色蚜,其活动能力介于扁蚜科与斑蚜科之间。扁蚜科具有比较扁平外形、粗短的触角、很不发达的腹管、较短的股节和胫节,而斑蚜科

和蚜科具有较长的触角,发达的腹管以及细长的股节和胫节,尤其是斑蚜科具有长椭圆形的体形。蚜虫不同的形态结构适应不同的生活习性,细长的股节和胫节是蚜虫快速活动的前提。斑蚜科长椭圆的体形、细长的股节和胫节利于快速活动,而散居的生活习性与几乎没有无翅型的特点,促使和有利于有翅蚜的产生和种群的迁飞。扁蚜科由于活动能力弱,相应的形态结构也发生了适应性的变化,如体形扁平、股节和胫节较短、分泌蜡粉,这些都是对相对禁止生活习性的适应。腹管作为报警信息素的释放器官,触角上的感受器作为接收器官,其形态与蚜虫的活动能力有密切的关系。腹管和触角较为发达的斑蚜科和蚜科,能快速且远距离的释放和感应报警信息素,迅速地对各种危险做出快速反应,因此这类蚜虫的活动能力比较强。相反,静止或活动范围很小的扁蚜科,则具有发达的蜡片结构,分泌蜡粉或蜡丝,这是扁蚜科躲避天敌与危险的良好屏障,与此相适应,该科蚜虫的腹管和触角则比较退化,甚至失去相关的功能。

3.4 蚜虫形态特征及其与竹类植物叶片的适应关系

结果表明,虽然 8 种蚜虫隶属于 3 个不同的科,但是喙末端、跗节 I、跗节 II 和爪等形态特征非常相似。通过主成分分析,筛选出的第一主成分也是喙末端、跗节 I、跗节 II 及爪等与植物表面密切接触的特征。从第一主成分特征的两两对应散点图,以及各种蚜虫的 95% 置信区间(如图 6 和 7)可知,多组特征在不同的种间绝大部分相互重叠,仅林栖粉角蚜比较特殊,其喙末端长度与各足爪长、喙末端长度与宽度在两两对应散点图中被完全孤立出来,主要原因在于该种的喙末端较长。从已有的采集记录来看,该种的取食部位是竹子叶片,推测很可能是生活于竹类植物未完全展开的嫩叶上,而较嫩的竹子叶片表面有许多绒毛状结构,蚜虫为了适应相对特殊的取食生境,其喙则相对较长,这也得到了 Moran (1986) 研究结果的支持。从图 6 和 7 看,这些特征组合并不完全叠加在一起,但是就整个蚜虫类群而言,这 8 种蚜虫的喙末端、跗节 I、跗节 II 和爪的测量值基本处于一个稳定的范围内。

喙是蚜虫的取食器官,跗节和爪是蚜虫附着于植物表面的重要器官,它们与寄主植物的接触最为密切。在蚜虫类中,喙末端可分为短钝状、楔状、长矛状、剑状、近三角形、近方形等各种形状,本研究中涉及的蚜虫,其喙末端都为短钝状,属于最粗短的类型。且国际同行也认为取食禾本科植物叶片的蚜虫

有着短钝的喙,而取食木本植物表皮的蚜虫有着很长的喙(Heie,1980)。很多趋同现象的发现非常困难,因为许多寄主专化适应性的作用若没有野外观察的积累将会非常难理解(Moran,1986)。本研究涉及的蚜虫均在竹类植物叶片上取食,其喙都非常短钝,与 Heie(1980)的观点相符,而且跗节与爪在形态上也基本相似。

总之,取食竹类植物叶片的蚜虫,其大部分形态特征,如体形、触角、腹管、各足股节和胫节等在不同科间差别很大,但是与取食行为和附着有关的特征,如喙末端、跗节Ⅰ、跗节Ⅱ和爪的形态则存在较大的相似性,是一类趋同特征。上述这些变化体现了取食同类寄主植物相同部位的不同种类蚜虫,其大部分形态特征存在较大差异,但是与取食行为相关的形态特征则发生适应性变化和趋同演化,而且不同种类蚜虫与取食行为和附着相关的形态特征的保守性(相似性)也表明,蚜虫的取食行为和形态特征与寄主植物表面特征密切相关。

参 考 文 献 (References)

Blackman RL, Eastop VF, 1994. Aphids on the World's Trees. An Identification and Information Guide. Wallingford: CAB International. 1-986.

Blackman RL, Eastop VF, 2000. Aphids on the World's Crops. An Identification and Information Guide. 2nd ed. London, UK: The Natural History Museum. 1-466.

Du RQ, 2003. Biostatistics. Beijing: Higher Education Press. 1-288. [杜荣骞, 2003. 生物统计学. 北京: 高等教育出版社. 1-288]

Fang Y, Qiao GX, Zhang GX, 2006. Diversity of host plants and feeding sites of aphids. *Acta Zootax. Sin.*, 31(1): 31-39. [方燕, 乔格侠, 张广学, 2006. 蚜虫类寄主植物与取食部位的多样性. 动物分类学报, 31(1): 31-39]

Footitt RG, Mackquer M, 1990. Morphometric variation within and between populations of the pine aphid, *Cinara nigra* (Wilson) (Homoptera: Aphidoidea: Lachnidae), in western North America. *Canadian Journal of Zoology*, 68(1): 1410-1419.

Ghosh AK, 1988. The Fauna of India and the Adjacent Countries. Homoptera, Aphidoidea, Part 4, Subfamilies Phloemyzinae, Anoeciinae and Hormaphidinae. India: Zoological Survey. 1-423.

Ghosh AK, Quednau FW, 1990. The Fauna of India and the Adjacent Countries. Homoptera, Aphidoidea, Part 5, Subfamily Drepanosiphinae. India: Zoological Survey. 1-336.

Heie OE, 1980. The Aphidoidea (Homiptera) of Fennoscandia and Denmark I. General part, the families Mindaridae, Hormaphididae, Thelaxidae, Anoeciidae and Pemphigidae. *Fauna Entomol. Scand.*, 9: 1-238.

Lazzari SMN, Voegtlin DJ, 1993. Morphological variation in *Rhopalosiphum padi* and *R. insertum* (Homoptera: Aphididae) related to host plant and temperature. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 86(1): 26-36.

Liu J, Wu KM, Zhao KJ, Guo YY, 2003. Morphological variation of growth and development in *Aphis gossypii* Glover collected from different climate zones. *Cotton Science*, 15(1): 13-16. [刘健, 吴孔明, 赵奎军, 郭予元, 2003. 不同气候带棉蚜种群生长发育的形态指标. 棉花学报, 15(1): 13-16]

Meng L, Li BP, Dong YC, 1998. A morphometric analysis on the food-preference forms of cotton aphids from Xinjiang, China. *Entomological Knowledge*, 35(6): 326-330. [孟玲, 李保平, 董应才, 1998. 新疆棉蚜食物专化型的形态测量分析. 昆虫知识, 35(5): 326-330]

Moran NA, 1986. Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae). *Evolution*, 40(5): 1044-1050.

Qiao GX, 1996. Studies on the phylogeny of Hormaphididae, Thelaxidae, Chaitophoridae and Greenideidae etc. 7 families, Vol. 2. PhD Thesis, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 1-270. [乔格侠, 1996. 扁蚜科、群蚜科、毛蚜科及毛管蚜科等七科蚜虫系统发育研究, 第二册. 中国科学院动物研究所博士学位论文. 1-270]

Qiao GX, Zhang GX, 2004. Preliminary study of aphid diversity in China: taxonomic and geographical variation. 139-146. In: Simon JC, Dedryver CA, Risper C, Hullé M eds. Aphids in A New Millennium. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. 1-549.

Qiao GX, Zhang GX, Zhong TS, 2005. Fauna Sinica, Insecta, Vol. 41. Homoptera: Drepanosiphidae. Beijing: Science Press. 1-476. [乔格侠, 张广学, 钟铁森, 2005. 中国动物志, 昆虫纲, 第41卷, 同翅目, 斑蚜科. 北京: 科学出版社. 1-476]

Remaudière G, Remaudière M, 1997. Catalogue of the World's Aphididae. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. 1-473.

Sokal RR, 1952. Variation in a local population of *Pemphigus*. *Evolution*, 6: 296-315.

Xie YF, Xie GS, Yao QQ, Chen HJ, 2004. Present situation and outlook of bamboo resources utilization in China. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 24(6): 46-52. [谢贻发, 谢贵水, 姚庆群, 陈海坚, 2004. 我国竹类资源综合利用现状与前景. 热带农业科学, 24(6): 46-52]

Xu TS, 1991. The aphid species on bamboos of Taiwan province. *Zhejiang Forest Pest and Disease*, 1: 19-51. [徐天森, 1991. 台湾竹类蚜虫. 浙江森林病虫, 1: 19-51]

Yang XS, 2003. The status quo and trend of the development of the bamboos' industry. *Today's Science and Technology*, 2: 40-41. [杨校生, 2003. 我国竹子产业的发展现状与趋势. 今日科技, 2: 40-41]

Yu JY, He ZH, 2003. Data Statistic Analysis and the Application of SPSS. Beijing: Posts and Telecommunications Press. 1-476. [余建英, 何旭宏, 2003. 数据统计分析与 SPSS 应用. 北京: 人民邮电出版社. 1-476]

Zhang GX, Zhong TS, 1983. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 25. Homoptera: Aphidinea, Part 1. Beijing: Science Press. 1-387. [张广学, 钟铁森, 1983. 中国经济昆虫志, 第25册, 同翅目, 蚜虫类(一). 北京: 科学出版社. 1-387]

Zhou FC, 1998. The morphological characters of bamboos. *The Study of Bamboos*, 1: 21-27. [周芳纯, 1998. 竹类植物的形态特征. 竹类研究, 1: 21-27]